



ARTÍCULO DE INVESTIGACIÓN / RESEARCH ARTICLE

**MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA DE ESPECIES DE
PECES TROPICALES DEL GÉNERO *Pimelodella*
(HEPTAPTERIDAE) DE LA ORINOQUÍA****Geometric morphometry of tropical fish species of the
genus *Pimelodella* (Heptapteridae) from Orinoquía**Miguel Ángel – CORTÉS HERNÁNDEZ^{1234a*}, Hernando – RAMÍREZ GIL^{2b}

¹ Fundación Miguel Lillo – Unidad Ejecutora Lillo, FONCYT, Miguel Lillo 251, San Miguel de Tucumán, Argentina, fundacion@lillo.org.ar.

² Grupo de Investigación Evaluación, Manejo y Conservación de Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros, Universidad de los Llanos, km12 vía Puerto López, Villavicencio, Colombia.

³ Grupo de Investigación Cuencas, Fundación Neotropical Cuencas, Carrera 15 B N°03-08, Arauca, Colombia, Fundacion@neotropicalcuencas.org.

⁴ Asociación Promotora Del Desarrollo Social Intelectual Laboral Y Ambiental ONG. V.C. - ASPRODESIL ONG. V.C., Carrera 33 #5A-04, Villavicencio, Colombia, dhdihasprodesil@gmail.com.

^a miguel.cortes@unillanos.edu.co macortes.hernandez95@gmail.com

^b hernando.ramirez@unillanos.edu.co

* Correspondencia: miguel.cortes@unillanos.edu.co

Recibido: 28 de noviembre de 2022. **Revisado:** 12 de abril de 2023. **Aceptado:** 29 de mayo de 2023.

Editor asociado: Nelson Fernández

Citation/ citar este artículo como: Cortés-Hernández, M. A., y Ramírez-Gil, H. (2024). Morfometría geométrica de especies de peces tropicales del género *Pimelodella* (Heptapteridae) de la Orinoquia. *Acta Biol Colomb*, 29(1), 93-98. <https://doi.org/10.15446/abc.v29n1.105682>

RESUMEN

Pimelodella es uno de los géneros más diversos de la familia Heptapteridae con aproximadamente 83 especies válidas. Sin embargo, la taxonomía de este género es problemática ya que carece de un diagnóstico filogenético y sus especies presentan morfologías conservadas. Por lo tanto, este estudio tiene como objetivo analizar la variación morfológica de siete especies de *Pimelodella* de la cuenca del río Orinoco en Colombia. Para ello se utilizaron 93 ejemplares agrupados en siete especies, los cuales fueron orientados y escalados a través de un Análisis de Procrustes Generalizado (AGP). El tamaño explica parte de la variación de forma en las especies de *Pimelodella* analizadas. El Análisis de Variables Canónicas (ACV) realizado a los residuales indica que los dos primeros componentes explican el 92,4 % de la variación total, donde existe superposición entre *P. figueroai*, *P. megalops*, *P. metae* y *Pimelodella* sp.. Sin embargo, la mayoría de los especímenes permanecieron relativamente cohesionados en sus respectivas especies. La probabilidad de tipicidad reveló una precisión de clasificación general del 86,0 % para los datos de validación cruzada. La morfometría geométrica nos permitió detectar diferencias de forma en especies de *Pimelodella*.

Palabras clave: Aletas, biometría, morfología, Neotrópico, taxones

ABSTRACT

Pimelodella is one of the most diverse genera of the family Heptapteridae with approximately 83 valid species. However, the taxonomy of this genus is problematic since it lacks a phylogenetic diagnosis and its species present conserved morphologies. Therefore, this study aims to analyze the morphological variation of seven species of *Pimelodella* from the Orinoco River basin in Colombia. For this, 93 specimens grouped into seven species were used, which were oriented and scaled through a Generalized Procrustes Analysis (GPA). Size explains part of the variation in shape in the *Pimelodella* species analyzed. The Canonical Variable Analysis (CVA) indicates that the first two components explain 92.4% of the total variation, where there is overlap between *P. figueroai*, *P. megalops*, *P. metae* and *Pimelodella* sp.. However, most specimens remained relatively cohesive in their respective species. The probability of typicality revealed a general classification accuracy of 86.0% for the cross-validation data. Geometric morphometry allowed us to detect shape differences in species of *Pimelodella*.

performed on the residuals indicates that the first two components account for 92.4 % of the total variation, where there is an overlap between *P. figueroai*, *P. megalops*, *P. metae*, and *Pimelodella* sp.. However, most of the specimens remained relatively cohesive in their respective species. The typicality probability revealed an overall classification accuracy of 86.0 % for the cross-validated data. Geometric morphometrics allowed us to detect shape differences in *Pimelodella* species.

Keywords: Biometry, fins, morphology, Neotropics, taxa

INTRODUCCIÓN

Pimelodella Eigenmann y Eigenmann, 1888, es uno de los géneros de mayor riqueza dentro de la familia Heptapteridae con aproximadamente 83 especies válidas (Fricke et al., 2023). Los miembros de este género se distribuyen desde Costa Rica hasta Argentina (Slobodian et al., 2021), habitando una gran variedad de ambientes acuáticos, como cuevas, lagos, ríos y sistemas kársticos (Eigenmann, 1917; Fernández-Yépez, 1950; Trajano, 1991; Trajano et al., 2004; Bockmann y Slobodian, 2013). Sin embargo, la taxonomía de este género es problemática, ya que carece de una diagnosis filogenética (Cortés-Hernández et al., 2020). Adicionalmente, la morfología conservada y las distribuciones supuestamente amplias de las especies dificultan aún más la taxonomía del género (Slobodian et al., 2017, 2018; Conde-Saldaña et al., 2019; Cortés-Hernández et al., 2020; Slobodian et al., 2021).

Para Colombia se listan 21 especies de *Pimelodella*, de las cuales nueve se distribuyen en la cuenca del río Orinoco (DoNascimento et al., 2021), y tan solo cinco fueron descritas propiamente para la región: *P. cruxenti* Fernández-Yépez (1950) (río Autana, cuenca del río Orinoco); *P. figueroai* Dahl (1961) (caño Lozada, río Guaviare, endémica), *P. linami* Schultz (1944) (río Torbes, río Apure), *P. longibarbata* Cortés-Hernández et al. (2020) (río Arauca y Meta, cuenca del río Orinoco) y *P. metae* Eigenmann (1917) (río Negro, río Meta). No obstante, la identificación taxonómica de estas especies se basa principalmente en pequeñas diferencias relacionadas con la morfología como: la extensión de las barbillas, la longitud de la aleta adiposa, la prolongación de los lóbulos caudales, la dentición de la espina pectoral y la pigmentación de la franja lateral (Cortés-Hernández et al., 2020).

Aunque tradicionalmente, las medidas longitudinales y los conteos merísticos han sido la base para el descubrimiento y descripción de especies dentro *Pimelodella*, la utilidad de estas medidas para la discriminación de especies es limitada debido a la similitud morfológica entre varias especies y al alto grado de correlación con el tamaño. Con base en lo anterior, este trabajo tuvo como objetivo analizar la variación morfológica de siete especies de *Pimelodella* que se distribuyen en la porción colombiana de la cuenca del río Orinoco.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para llevar a cabo los análisis de morfometría geométrica se emplearon un total de 93 ejemplares de siete especies de *Pimelodella*, todas provenientes de tributarios que drenan

la cuenca del río Orinoco en Colombia (Fig. 1), cuyos especímenes se encuentran depositados en la Colección de Peces del Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH-P) y la Colección Ictiológica del Museo de Historia Natural Unillanos (MHNU-I). Los ejemplares de *P. figueroai* y *P. metae* provienen de las localidades topotipo, y los de *P. longibarbata* corresponden al material tipo (Cortés-Hernández et al., 2020). Los especímenes fueron identificados hasta el nivel de especie, empleando claves taxonómicas y descripciones originales de las especies de *Pimelodella* (Eigenmann, 1912, 1917; Schultz, 1944; Dahl, 1961).

Los especímenes fueron fotografiados digitalmente con una cámara Canon EOS 5D Mark II, que estuvo sujeta a un soporte Kaiser a una distancia aproximada entre lente y espécimen de 50 cm de longitud, además, se empleó papel milimétrico como fondo para ajustar el escalamiento y verificar la existencia de deformación. Los hitos morfológicos fueron digitalizados sobre la imagen de cada ejemplar, con ayuda de los programas tpsUtil v. 1.78 y tpsDIG 2 v. 2.31 (Rohlf, 2019 a, 2019b). En total, se registraron nueve hitos sobre la vista lateral del cuerpo (Fig. 2a), de acuerdo con Ruiz-Campos et al. (2009); Schmidt y Pezold (2011).

A partir de la matriz de configuraciones geométricas originales, se realizó un Análisis Generalizado de Procrustes (AGP) con el objetivo de minimizar los efectos de ubicación, orientación y escala (Adams et al., 2004) (Fig. 2b-2c). Las diferencias de tamaño entre las especies se evaluaron a partir de los tamaños del centroide obtenidos del AGP, que se define como la raíz cuadrada de la suma de las distancias cuadradas entre cada hito desde el centroide (Bookstein, 1991; Zelditch et al., 2004). Los posibles efectos alométricos

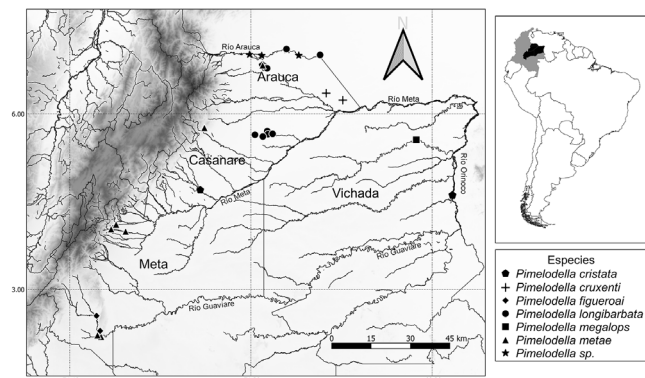


Fig. 1. Distribución geográfica de los especímenes de *Pimelodella* utilizados en los análisis de morfometría geométrica.

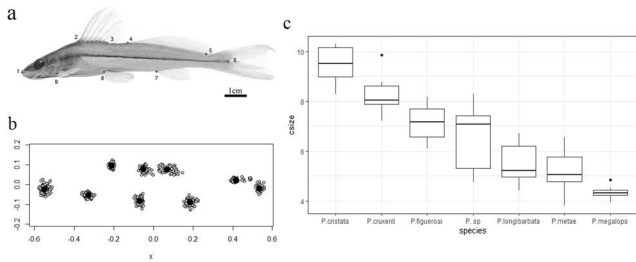


Fig. 2. a. Hitos morfológicos empleados en las especies de *Pimelodella*. Grafica de datos de los hitos morfológicos, b. Superposición de Procrustes. c. Tamaño de los centroides para las especies analizadas de *Pimelodella*.

causados por las diferencias en los estadios ontogénicos de los especímenes, se examinaron mediante un análisis de regresión multivariada, empleando el tamaño centroide como variable independiente (tamaño) y el vector escalado de las pendientes de regresión o componente alométrico común (CAC) como variable dependiente (forma) (Mitteroecker et al., 2004).

Para determinar el grado de diferenciación morfométrica entre las especies, se realizó un Análisis de Variables Canónicas (AVC), que permite visualizar si los ejemplares se clasifican en un conjunto mutuamente excluyente y así especificar las diferencias entre las medias grupales (Zelditch et al., 2004); la diferencia estadística entre los grupos se evaluó mediante un Análisis Multivariado de Varianza (MANOVA). Para comprobar si los especímenes pertenecen a una especie de referencia; se calculó la probabilidad de tipicidad sin restricciones, para no forzar a las especies con tamaños de muestra inferiores ($n < 10$) a pertenecer a un grupo *a priori* (Albrecht, 1992). Todos estos análisis se realizaron en el paquete Morpho v. 2.10 (Schlager, 2017) y geomorph v. 4.0.4 (Adams, 2022) del programa R (R Core Team, 2022).

RESULTADOS

Los tamaños del centroide para la vista lateral del cuerpo fueron significativamente diferentes (Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 57,246$, $p = 1,629e-10$), indicando una variación del tamaño corporal en las especies analizadas (Fig. 2d). La corrección de Bonferroni señaló que los tamaños del centroide para *P. megalops* fueron significativamente diferentes de todas las especies examinadas ($p < 0,05$), siendo *P. megalops* la especie de menor tamaño corporal; opuesto a lo observado en las especies *P. cristata* y *P. cruxenti* que poseen tamaños corporales mayores (Tabla 1). La regresión multivariada de los componentes de forma sobre el tamaño centroide para las especies, demuestran una correlación positiva entre la forma y el tamaño de las especies ($p = 0,007$).

Los resultados del AVC a partir de los residuales, indican un porcentaje de varianza total del 92,4 % para los primeros dos componentes, donde se evidencia una superposición entre las especies *P. figueroai*, *P. megalops*, *P. metae* y *Pimelodella* sp.;

diferente a lo observado en los ejemplares de *P. longibarbata*, *P. cristata* y *P. cruxenti* que se agrupan independientemente dentro de su respectiva especie (Fig. 3a). El MANOVA reveló que existen diferencias significativas en la forma del cuerpo, entre las especies examinadas (Pillai's trace: 3,166; $p = 2,2e-16$). Los cambios de forma para la CV1 reflejan un desplazamiento anterior y posterior de los hitos posicionados en la aleta adiposa. Los hitos ubicados en el origen de la aleta pélvica y anal exhiben un movimiento descendente de los vectores, lo que indica que las especies que se encuentran diferenciadas por la CV1 exhiben un patrón corporal profundo y elongado, con aletas adiposas desarrolladas (Fig. 3b). Para la CV2, se exhibe un desplazamiento posterior del hito posicionado en el hocico. Los hitos ubicados en el origen y final de la aleta dorsal, y el origen de la aleta adiposa, presentan un movimiento descendente de los vectores. Opuesto a lo exhibido por los hitos del origen de la aleta pectoral, pélvica y anal, que presentan un movimiento anterior y ligeramente ascendente de los vectores. En este sentido, las especies de la CV2 se caracterizan por presentar un patrón corporal corto y poco profundo, con aletas adiposas poco desarrolladas (Fig. 3c). La probabilidad de tipicidad reveló una precisión de clasificación general del 86,0 % para la validación cruzada (Tabla 2), siendo *P. figueroai* y *Pimelodella* sp. las especies con menor probabilidad de clasificación.

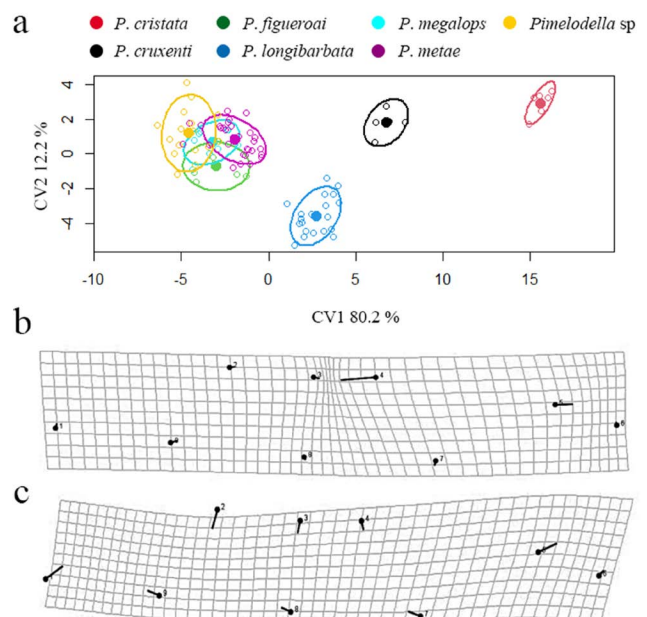


Fig. 3. a. Análisis de Variables Canónicas de las variables de forma para la vista lateral del cuerpo en las especies de *Pimelodella*. Rejillas deformación que ilustran los cambios de forma de la media general. b. CV1. c. CV2. Los círculos indican la ubicación de los hitos; los vectores representan los cambios de posición relativa de los hitos.

Tabla 1. Diferencias del tamaño centroide entre las especies de *Pimelodella* analizadas con el ajuste de la corrección de Bonferroni (probabilidad significativa en negrita).

	<i>Pimelodella sp.</i>	<i>P. cristata</i>	<i>P. cruxenti</i>	<i>P. figueroai</i>	<i>P. longibarbata</i>	<i>P. megalops</i>
<i>P. cristata</i>	0,00206					
<i>P. cruxenti</i>	0,07036	1,00000				
<i>P. figueroai</i>	1,00000	0,05303	1,00000			
<i>P. longibarbata</i>	0,17340	0,00079	0,00018	0,00624		
<i>P. megalops</i>	0,00014	0,02098	0,00839	0,00367	0,00028	
<i>P. metae</i>	0,01282	0,00013	2,2e-05	4,9e-05	1,00000	0,00247

Tabla 2. Matriz de clasificación de la validación cruzada que muestra el porcentaje de individuos que fueron asignados correctamente.

	<i>Pimelodella sp.</i>	<i>P. cristata</i>	<i>P. cruxenti</i>	<i>P. figueroai</i>	<i>P. longibarbata</i>	<i>P. megalops</i>	<i>P. metae</i>
<i>Pimelodella sp.</i>	75,0	0,0	0,0	12,5	0,0	12,5	0,0
<i>P. cristata</i>	0,0	100,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>P. cruxenti</i>	0,0	0,0	100,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>P. figueroai</i>	14,3	0,0	0,0	71,4	0,0	0,0	14,3
<i>P. longibarbata</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	100,0	0,0	0,0
<i>P. megalops</i>	0,0	0,0	0,0	11,1	0,0	88,9	0,0
<i>P. metae</i>	13,4	0,0	0,0	3,3	0,0	3,3	80,0

DISCUSIÓN

El uso de hitos morfológicos en la vista lateral del cuerpo, demostró ser un método confiable para detectar diferencias morfológicas entre las especies de *Pimelodella*. Aunque existe superposición entre los ejemplares de *P. figueroai*, *P. megalops*, *P. metae* y *Pimelodella sp.*, estas especies son claramente distinguibles entre sí, por la siguiente combinación de caracteres; *P. figueroai* se diferencia de los demás congéneres excepto de *Pimelodella sp.*, por tener los lóbulos de la aleta caudal subiguales (vs. lóbulo dorsal de la aleta caudal más largo que el ventral en *P. metae*; lóbulo ventral de la aleta caudal más largo que el dorsal en *P. megalops*). Además, se distingue de *Pimelodella sp.* por tener el diámetro del ojo mayor (20,4–24,3 % en LE vs. 12,9–18,6 % en LE), margen de la aleta adiposa redondeado (vs. margen semitriangular), lóbulo ventral de la aleta caudal hialino (vs. oscuro) y ausencia de franjas pareadas oscuras en la región dorsal del cuerpo (vs. presencia de franjas pareadas). *P. megalops* se diferencia de los demás congéneres, por tener el lóbulo ventral de la aleta caudal más largo que el dorsal (lóbulos de la aleta caudal subiguales en *P. figueroai* y *Pimelodella sp.*; lóbulo dorsal de aleta caudal más largo que el lóbulo ventral en *P. metae*). *P. metae* se distingue de *P. figueroai*, *P. megalops* y *Pimelodella sp.* por tener un proceso supraoccipital no alcanzando la placa nugal (vs. proceso supraoccipital alcanzando con la placa nugal) y la presencia de una banda transversal negra en la parte media de la aleta dorsal (vs. ausencia de una banda transversal).

Por otra parte, se observó que los ejemplares de *P. cristata*, *P. cruxenti* y *P. longibarbata* permanecieron cohesivos,

indicando una independencia fenotípica para estas especies, cuyos resultados no son producto de los efectos alométricos detectados, ya que se realizó una corrección alométrica a partir de la regresión del componente de variación. En este sentido, las especies *P. cristata* y *P. cruxenti* suelen ser distinguibles de las demás especies, por exhibir un patrón corporal elongado y profundo, con una aleta adiposa desarrollada (> 40 % en LE) y tener un número consistente de 45 vertebras totales. Características que son importantes en la delimitación de especies en *Pimelodella*, como son las proporciones de la aleta adiposa y el número de vértebras totales (Cortés-Hernández et al., 2020; Slobodian et al., 2017).

A pesar de conocer el papel que desempeña la aleta adiposa como sensor del flujo precaudal en Siluriformes (Reimchen y Temple, 2004; Temple y Reinchen, 2008; Aiello et al., 2016), se desconoce el papel ecomorfológico de la elongación de esta aleta en las especies estudiadas, pero se entiende que la evolución en estos caracteres morfológicos han permitido aumentar la especialización locomotora (Feilich, 2016) e hidrodinámica, por tanto se requiere hacer comparaciones de estas especies con sus hábitats para determinar si la elongación de las aletas responde a una especificidad de nicho relacionada con diferentes grados de turbulencia.

Aunque el porcentaje general de clasificación para la validación cruzada fue superior al 86 %, es necesario aumentar el número de taxones y el tamaño de muestras, para obtener estimaciones más representativas. Según Zelditch et al. (2004), el tamaño de muestras debe ser como mínimo el doble del número de hitos, sin embargo, especies como *P. cristata*, *P. cruxenti*, *P. figueroai* y *P. megalops* estuvieron representadas por menos de 10 especímenes en colecciones

ictiológicas, debido a las problemáticas de orden social que restringen el acceso algunas regiones biogeográficas de la Orinoquia, como es el caso de la especie *P. figueroai* que fue descrita para la cuenca del río Guayabero (Dahl, 1961; DoNascimento et al., 2018, 2021), o por el contrario, las especies *P. cruxenti* y *P. megalops* que corresponden a nuevos registros para la cuenca del río Orinoco en Colombia (Cortes-Hernández et al., 2020), cuya representación es muy baja en colecciones. Para el caso de *P. cristata*, el tamaño corporal de los especímenes imposibilitaba el registro fotográfico con las técnicas utilizadas en este trabajo. En este sentido, incrementar el número de taxones podría ser más importante que el tamaño de muestra entre cada taxón (Cardini et al., 2015), ya que con un número reducido de estos individuos se detectaron diferencias de forma significativas.

PARTICIPACIÓN DE AUTORES

MACH contribuyo en la identificación y registro fotográfico de los especímenes, contextualización, adquisición de datos, análisis e interpretación de datos y redacción del manuscrito. HRG contribuyo en la interpretación de datos, redacción del manuscrito y revisión crítica del documento.

AGRADECIMIENTOS

Nosotros agradecemos a Carlos DoNascimento, Juan Gabriel Albornoz Garzón y Alejandro Méndez López por proveer asistencia en el préstamo de los equipos digitales del Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). A Elizabeth Aya Baquero por el acceso y préstamo de especímenes de la Colección Ictiológica del Museo de Historia Natural Unillanos (MHNU-I).

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaramos que no existe ningún conflicto de interés relacionado con la publicación de este manuscrito.

REFERENCIAS

- Aiello, B. R., Stewart, T. A. and Hale, M. E. (2016). Mechanosensation in an adipose fin. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1826), 20152794. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2794>
- Albrecht, G. H. (1992). Assessing the affinities of fossils using canonical variates and generalized distances. *Human Evolution*, 7(4), 49-69. <https://doi.org/10.1007/BF02436412>
- Adams, D. C., Rohlf, F. J. and Slice, D. E. (2004). Geometric morphometrics: ten years of progress following the "revolution". *Italian Journal of Zoology*, 71(1), 5-16. <https://doi.org/10.1080/11250000409356545>
- Adams, D. C., Collyer, M. L., Kaliontzopoulou, A., and Baken, E. K. (Nov 10, 2022). Geomorph: Software for

- geometric morphometric analyses. R package version 4.0.4. <https://cran.r-project.org/package=geomorph>
- Bockmann, F. A. and Slobodian, V. (2013). Heptapteridae. In L. J. Queiroz, G. Torrente-Vilara, W. M. Ohara, T. H. P. Silva, J. Zuanon y C. R. C. Doria. (Eds.), *Peixes do Rio Madeira* (pp 12-71). Dialetto.
- Bookstein, F. L. (1991). *Morphometric tools for landmark data*. Cambridge University Press.
- Cardini, A., Seetah, K. and Barker, G. (2015). How many specimens do I need? Sampling error in geometric morphometrics: testing the sensitivity of means and variances in simple randomized selection experiments. *Zoomorphology*, 134(2), 63-149. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511573064>
- Conde-Saldaña, C. C., Albornoz-Garzón, J. G., García-Melo, J. E., Dergam, J. A. and Villa-Navarro, F. A. (2019). A new species of *Pimelodella* Eigenmann & Eigenmann, 1888 (Siluriformes: Heptapteridae) from the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Zootaxa*, 4668(4), 562-574. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4668.4.8>
- Cortés-Hernández, M. A., DoNascimento, C. and Ramírez-Gil, H. (2020). A new species of *Pimelodella* Eigenmann & Eigenmann, 1888 (Siluriformes: Heptapteridae) from the Orinoco River basin. *Zootaxa*, 4808(3), 491-506. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4808.3.5>
- Dahl, G. (1961). Nematognathous fishes collected during the Macarena Expedition 1959 Part II: Pimelodidae, Callophysidae. *Novedades Colombianas*, 1, 483-514.
- DoNascimento, C., Mesa-S, L. M., Albornoz-Garzón, J. G., Méndez-López, A., Lasso, C. A., García-Melo, J. E., Sabaj, M. H. y Morales-Betancourt M. A. (2018). Peces de los ríos Guayabero medio, bajo Losada y bajo Duda, sierra de La Macarena, Meta, Colombia. En C. A. Lasso, M. A. Morales-Betancourt y I. D. Escobar-Martínez (Eds.), *V. Biodiversidad de la sierra de La Macarena, Meta, Colombia. Parte I. Ríos Guayabero medio, bajo Losada y bajo Duda* (pp 121-176). Serie Editorial Fauna Silvestre Neotropical, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- DoNascimento, C., Bogotá Gregory, J. D., Albornoz Garzón, J. G., Méndez López, A., Villa Navarro, F. A., Herrera Collazos, E. E., Agudelo Zamora, H. and Arce H, M. (2021). Checklist of the freshwater fishes of Colombia. v. 2.13. Asociación Colombiana de Ictiólogos. Dataset/ Checklist. <https://doi.org/10.15472/numrso>
- Eigenmann, C. H. (1912). The freshwater fishes of British Guiana, including a study of the ecological grouping of species, and the relation of the fauna of the plateau to that of the lowlands. *Memoirs of the Carnegie Museum*, 5(1), 1-578. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.14515>
- Eigenmann, C. H. (1917). *Pimelodella* and *Typhlobagrus*. *Memoirs of the Carnegie Museum*, 7(4), 229-258. <https://doi.org/10.5962/p.34485>

- Fernández-Yépez, A. (1950). Algunos peces del Rio Autana. *Novedades Científicas, Contribuciones Ocasionales del Museo de Historia Natural La Salle, Serie Zoológica*, 2, 1-18.
- Feilich, K. L. (2016). Correlated evolution of body and fin morphology in the cichlid fishes. *Evolution*, 70(10), 2247-2267. <https://doi.org/10.1111/evo.13021>
- Fricke, R., Eschmeyer, W. N. and Van der Laan, R. (Nov 22, 2023). *ESCHMEYER'S CATALOG OF FISHES: GENERA, SPECIES, REFERENCES*. Electronic version. <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>
- Mitteroecker, P., Gunz, P., Bernhard, M., Schaefer, K. and Bookstein, F. L. (2004). Comparison of cranial ontogenetic trajectories among great apes and humans. *Journal of Human Evolution*, 46(6), 679-697. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2004.03.006>
- R Core Team, (2022). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org>
- Reimchen, T. E. and Temple, N. F. (2004). Hydrodynamic and phylogenetic aspects of the adipose fin in fishes. *Canadian Journal of Zoology*, 82(6), 910-916. <https://doi.org/10.1139/z04-069>
- Rohlf, F. J. (2019a). tpsUtil, file utility program. version 1.78. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook.
- Rohlf, F. J. (2019b). tpsDig, digitize landmarks and outlines, version 2.31. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook.
- Ruiz-Campos, G., Lozano-Vilano, M. L. and García-Ramírez, M. E. (2009). Morphometric Comparison of Blue Catfish *Ictalurus furcatus* (Lesueur, 1840) from Northern and Southern Atlantic Drainages of México. *Bull. S. Calif. Acad. Sci.*, 108(1), 36-44. <https://doi.org/10.3160/0038-3872-108.1.36>
- Schlager, S. (2017). "Morpho and Rvcg - Shape Analysis in R." En G, Zheng., S, Li. y G, Szekely (Eds.), *Statistical Shape and Deformation Analysis* (pp. 217-256). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-810493-4.00011-0>
- Schultz, L. P. (1944). The catfishes of Venezuela, with descriptions of thirty-eight new forms. *PNAS*, 94(3172), 173-338. <https://doi.org/10.5479/si.00963801.94-3172.173>
- Schmidt, R. C. and Pezold, F. (2011). Morphometric and molecular variation in mountain catfishes (Amphiliidae: *Amphilius*) in Guinea, West Africa. *Journal of Natural History*, 45(9-10), 521-552. <https://doi.org/10.1080/00222933.2010.534560>
- Slobodian, V., Akama, A. and Dutra, G. M. (2017). A new species of *Pimelodella* (Siluriformes: Heptapteridae) from the Guiana Shield, Brazil. *Zootaxa*, 4338(1), 85-100. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4338.1.4>
- Slobodian, V. and Pastana, M. N. L. (2018). Description of a new *Pimelodella* (Siluriformes: Heptapteridae) species with a discussion on the upper pectoral girdle homology of Siluriformes. *Journal of Fish Biology*, 93(5), 901-916. <https://doi.org/10.1111/jfb.13795>
- Slobodian, V., Abreu-Santos, B. and Pastana, M. N. L. (2021). The rediscovery of *Pimelodella longipinnis* (Borodin, 1927), an enigmatic Atlantic Rainforest catfish species from Southeastern Brazil (Siluriformes: Heptapteridae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 61, e20216173. <http://doi.org/10.11606/1807-0205/2021.61.73>
- Temple, N. F. and Reimchen, T. E. (2008). Adipose fin condition and flow regime in catfish. *Canadian Journal of Zoology*, 86(9), 1079-1082. <https://doi.org/10.1139/Z08-086>
- Trajano, E. (1991). The agonistic behavior of *Pimelodella kronei*, a troglobitic catfish from Southeastern Brazil (Siluriformes, Pimelodidae). *Behavioural Processes*, 23(2), 113-124. [https://doi.org/10.1016/0376-6357\(91\)90062-5](https://doi.org/10.1016/0376-6357(91)90062-5)
- Trajano, E., Reis, R. E. and Bichuette, M. E. (2004). *Pimelodella spelaea*: a new cave catfish from central Brazil, with data on ecology and evolutionary considerations (Siluriformes: Heptapteridae). *Copeia*, (2), 315-325. <https://doi.org/10.1643/CI-03-144R1>
- Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., Sheets, H. D. and Fink, W. L. (2004). *Geometric Morphometrics for Biologists*. Elsevier.